

УДК 575: 582. 475.2

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НЕРАВНОЦЕННЫХ ПО СТАБИЛЬНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ УРОЖАЯ ШИШЕК ДЕРЕВЬЕВ ЕЛИ ЕВРОПЕЙСКОЙ

И.И. КОРШИКОВ, И.В. МАКОГОН

Донецкий ботанический сад НАН Украины
Украина, 83059, г. Донецк, пр. Ильича, 110
e-mail: donetsk-sad@mail.ru

*Исследованы генетические особенности по 19 аллозимным локусам 54 деревьев *Picea abies* (L.) Karst. в интродукционном насаждении Донбасса, которые различались в периодичности “плодоношения” за период 10-летних наблюдений. У выделенных пяти групп деревьев, которые формировали урожай шишек в один, два, три, четыре и пять разных лет наблюдений, выявлены отличия в генетической изменчивости. Для деревьев с высокими репродуктивными способностями характерен близкий к среднему по насаждению уровень гетерозиготности, а наименьший – для деревьев с пониженной репродукцией.*

*Ключевые слова: *Picea abies* (L.) Karst., насаждение, репродуктивные потенции, аллозимная изменчивость.*

Введение. Для хвойных характерна периодичность “плодоношения”: урожайные годы чередуются с годами, когда женские шишки у растений вовсе не образуются. Однако даже в урожайные годы не у всех растений одного насаждения формируются шишки. Индивидуальные отличия в репродуктивных способностях хвойных можно подтвердить, если подсчитать количество шишек в опаде отдельных деревьев [1]. Периодичность и индивидуальная нестабильность “плодоношения” отчетливо проявляются в интродукционных насаждениях хвойных. Это показано нами на примере ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) в Донбассе [2]. Неравноценность растений по репродуктивным показателям обязательно следует учитывать в практике лесной селекции как аборигенных, так и интродуцированных видов [3, 4].

Высокую индивидуальную изменчивость хвойных по репродуктивным показателям связывают с их генетическими особенностями, в частности уровнем гетерозиготности. Основное внимание в таких исследованиях направлено на поиск связей между гетерозиготностью растений и их семенной продуктивностью [5 – 7]. Сведений о генетических особенностях растений с разными потенциями в формировании урожая шишек практически нет.

Цель работы – выяснить генетические особенности деревьев *P. abies*, отличающихся по стабильности формирования урожая шишек в интродукционном насаждении в Донбассе.

© И.И. КОРШИКОВ, И.В. МАКОГОН, 2010

Материалы и методы

Наблюдения за “плодоношением” 54-х растений *P. abies* проводили в пионерном интродукционном насаждении дендрария Донецкого ботанического сада НАН Украины с 2000 по 2009 г. Были установлены генотипы этих растений по 19 аллозимным локусам с использованием изоферментов девяти ферментных систем как молекулярно-генетических маркеров. Условия проведения электрофореза ферментов в вертикальных пластинках 7,5 %-го полиакриламидного геля подробно описаны нами ранее [8]. Для выделенных пяти выборок растений, отличающихся по стабильности “плодоношения”, рассчитаны значения основных показателей генетического полиморфизма и определены коэффициенты генетической дистанции (D_N) Нея [9]. На основании аллельных частот в выделенных выборках растений проведена их ординация с помощью метода главных компонент. В расчетах использовали пакет компьютерных программ: BIOSYS-1 [10] и GenAlEx V.6 [11].

Результаты и обсуждение

За 10 лет наших наблюдений у ~ 35-летних растений *P. abies* интродукционного насаждения со средней высотой $12,6 \pm 0,2$ м и диаметром ствола $15,3 \pm 0,4$ см шишки формировались в 2000, 2003, 2004, 2006 и 2008

гг. Наиболее массово “плодоносили” растения в 2000 г.: шишки отмечены у 51 дерева, что составило 94,4 % от их общего числа. В последующие годы шишки образовывались у 31 растения (57,4 %) в 2003г., у 21 дерева (38,9 %) в 2004 г., у 43 деревьев (79,6 %) в 2006 г. и у 49 деревьев (90,7 %) в 2008 г. В этом насаждении выделены пять типов деревьев по репродуктивным потенциалам, а точнее, по количеству урожайных лет. Первый тип – это деревья, у которых урожай шишек отмечен только в 2000 г. Таких деревьев было четыре, или 7,4 % от их общего числа. У второго типа деревьев урожай шишек формировался два года, как правило, с большим перерывом (2000 г. и 2006 г. или 2008 г.). Выборка таких деревьев насчитывала семь экземпляров, что составило 13 %. Остальные три выборки растений – с трех-, четырех- и пятилетним урожаем шишек, соответственно 8 (14,8 %), 24 (44,4 %) и 11 (20,4 %) деревьев.

Для каждой из пяти выборок растений были рассчитаны значения основных показателей генетического полиморфизма по 19 аллозимным локусам (табл. 1). Растения с низким репродуктивным потенциалом (1–2 урожайных года) имели наименьшую долю полиморфных локусов – 26,3–36,8 %. Надо отметить, что у репродуктивно наиболее активных деревьев (5 урожайных лет) доля полиморфных

Таблица 1. Значения основных показателей генетического полиморфизма в выборках деревьев *Picea abies* из интродукционного насаждения, отличающихся по репродуктивному потенциалу (2000–2009 гг.)

№ п/п	Выборки деревьев с разным количеством урожайных на шишки лет, год	Количество деревьев, шт.	Доля полиморфных локусов, P99	Среднее число аллелей на локус, А	Средняя гетерозиготность		Индекс фиксации Райта, F
					ожидаемая, HE	наблюдаемая, HO	
1	Один	4	0,263	1,316	0,097±0,028	0,105±0,028	-0,082
2	Два	7	0,368	1,421	0,129±0,024	0,135±0,024	-0,047
3	Три	8	0,526	1,789	0,163±0,026	0,171±0,026	-0,049
4	Четыре	24	0,632	2,000	0,135±0,014	0,138±0,014	-0,022
5	Пять	11	0,474	1,684	0,130±0,020	0,129±0,020	0,008
6	В среднем	54	0,632	2,158	0,139±0,009	0,138±0,009	0,007

Таблица 2. Значения коэффициентов генетической дистанции Нея [9] в выборках *Picea abies*, отличающихся по репродуктивному потенциалу

Выборки деревьев с разным количеством урожайных на шишки лет, год	Один	Два	Три	Четыре	Пять
Один	0,000	0,016	0,016	0,009	0,012
Два	–	0,000	0,012	0,014	0,011
Три	–	–	0,000	0,005	0,004
Четыре	–	–	–	0,000	0,001
Пять	–	–	–	–	0,000

локусов также была невысокой – 47,4 %, что на 25 % меньше, чем в среднем по насаждению. Наибольшим полиморфизмом и аллельным представительством характеризовалась наиболее многочисленная выборка деревьев, которые за 10 лет наблюдений “плодоносили” четыре раза. Деревья с низкими репродуктивными способностями отличались наименьшим средним уровнем полилокусной гетерозиготности. Наблюдаемая гетерозиготность у растений этой выборки была на 23,9 % меньше, чем средняя гетерозиготность в целом по насаждению. Наиболее изменчивыми оказались растения с тремя урожайными годами, у которых наблюдаемая гетерозиготность была больше общевыборочной на 23,9 %. У растений остальных трех выборок значения ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготностей были близки к средневывборочным. Для растений первых четырех выборок отмечен небольшой (2,2–8,2 %) избыток гетерозигот, а выборка наиболее репродуктивно активных деревьев характеризовалась практически равновесным соотношением гомо- и гетерозиготных генотипов от теоретически ожидаемого.

На разную степень генетической неоднородности или дифференциации исследуемых выборок растений указывают значения коэффициентов генетической дистанции (D_N) (табл. 2). Наиболее генетически несходны выборки деревьев с низкой репродуктивной способностью, D_N

= 0,016. Растения с двумя-тремя урожайными годами имели среднее значение D_N = 0,012, а для деревьев, “плодоносящих” 3–5 раз в 10 лет $D_{N\text{ср.}} = 0,003$.

Многомерный анализ изоферментных данных с помощью метода главных компонент показал, что ординация пяти выборок растений с разными репродуктивными потенциалами происходит в соответствии с их генетическими отличиями (рис. 1).

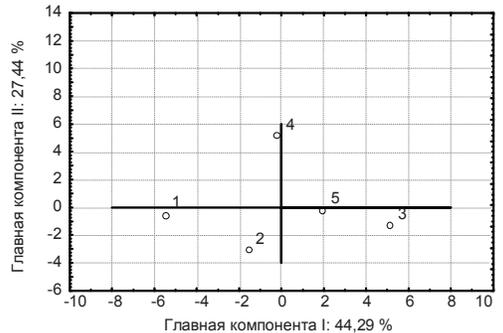


Рис. 1. Ординация выборок растений *Picea abies* с разными репродуктивными потенциалами в проекции первых двух главных компонент по данным изоферментного анализа

Этот же метод был использован для выявления локусов и аллелей, которые вносят наибольший вклад в генетическую дифференциацию исследуемых выборок растений. Таких локусов оказалось три: Dia-4, Got-3 и Asp-2 (рис. 2). При этом разные аллели каждого из этих локусов отличаются противоположным дифференцирующим вкладом. Всего таких аллелей

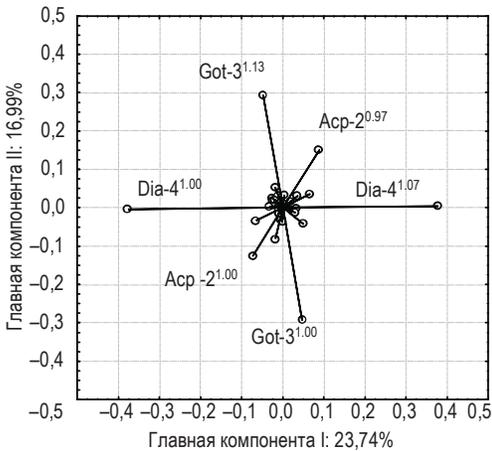


Рис. 2. Ординация полиморфных локусов и их аллелей в проекции первых двух главных компонент, которые вносят наибольший вклад в генетическую дифференциацию растений *Picea abies* с разными репродуктивными способностями

было шесть из 41, обнаруженных у 54-х деревьев *P. abies*.

На примере анализа аллозимной изменчивости популяций дальневосточной нерки (*Oncorchynchus nerca* (Walbaum)) было установлено, что высокая индивидуальная гетерозиготность определяет высокие темпы развития и полового созревания, ранний возраст первой репродукции, замедляет пострепродуктивный рост, сокращает продолжительность жизни [12]. Эти выявленные закономерности оказались справедливыми для медленно- и быстрорастущих древесных растений. Чем больше “гетерозисных” генов, определяющих геномную гетерозиготность, вовлечены в процессы роста и полового созревания, тем более велика доля энергетических затрат растения [13]. Относя к *P. abies*, можно предположить, что у низкогетерозиготных особей синтетические метаболические процессы не обеспечивают необходимого накопления запасных веществ и гормонов для регулярной закладки и формирования мак-

рострибиллов. Это, вероятно, лучше происходит у среднегетерозиготных растений, в меньшей степени отягощенных генетическим грузом, чем высокогетерозиготные особи.

Выводы

Таким образом, деревья *P. abies*, отличающиеся наибольшими потенциальными способностями формирования урожая шишек в интродукционном насаждении в Донбассе, характеризуются уровнем гетерозиготности, близким к среднему ее уровню в целом по насаждению. Деревья с нерегулярным урожаем шишек имеют наименьший уровень гетерозиготности, а высокогетерозиготные особи отличаются большей периодичностью “плодоношения”. Дальнейшие результаты поиска связей гетерозиготности растений с их “плодоношением” имеют реальные перспективы для применения в селекции лесных древесных растений.

Список литературы

1. Коршиков И.И., Красноштан О.В. Жизнестойкость сосны крымской (*Pinus pallasiana* D. Don) в насаждениях на железорудных отвалах Криворожья // Промышленная ботаника. – 2009. – Вып. 9. – С. 68–74.
2. Макогон И.В., Привалихин С.Н. Семеношение *Picea abies* (L.) Karst. в условиях интродукции в Донецком ботаническом саду НАН Украины // Интродукция, селекция та захист рослин: Матер. другої міжнарод. наук. конф. (м. Донецьк, 6–8 жовтня 2009 р.) – Донецьк, 2009. – Т. 2. – С. 62–63.
3. Ковалевич А.И., Сидор А.И. Лесная селекция – становление и развитие // Проблемы лесоведения и лесоводства (Ин-ту леса НАН Беларуси – 75 лет): Сб. науч. тр. ИЛ НАН Беларуси. Вып. 63. – Гомель: ИЛ НАН Беларуси, 2005. – С. 46–52.
4. Коршиков И.И., Терлыга Н.С., Бычков С.А. Популяционно-генетические проблемы дендротехногенной интродукции (на примере сосны крымской). – Донецк: ООО “Лебедь”, 2002. – 328 с.
5. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях – 3-е изд. – М.: ИКЦ “Академкнига”, 2003. – 431 с.
6. Коршиков И.И. Генетические особенности деревьев с высокой семенной продуктивностью в

- популяциях видов семейства Pinaceae Lindl. // Факторы экспериментальной эволюции. – Киев: Логос, 2009. – Т. 6. – С. 144–149.
7. Авдеев Э.А., Голиков А.М. Влияние уровня гетерозиготности на репродуктивную и наследственную неравноценность плюсовых деревьев ели европейской // Современное состояние, проблемы и перспективы лесовосстановления и лесоразведения на генетико-селекционной основе: Матер. междунар. науч. конф. (г. Гомель, 8–10 сентября 2009 г.). – Гомель: Ин-т леса НАН Беларуси, 2009. – С. 19–23.
 8. Коршиков И.И., Привалихин С.Н. Популяционно-генетическая структура ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) в Украинских Карпатах // Генетика. – 2007. – Т. 43, № 12. – С. 1627–1636.
 9. Nei M. Genetic distance between populations // Amer. Naturalist. – 1972. – Vol. 106. – P. 283–292.
 10. Swofford D. L., Selander R. B. BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics // J. Hered. – 1981. – Vol. 72, № 4. – P. 281–283.
 11. Peakall R., Smouse P.E. GenAlex 6: Genetic Analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Molecular Ecology Notes. – 2006. – Vol. 6. – P. 288–295.
 12. Алтухов Ю.П. Аллозимная гетерозиготность, возраст половой репродукции и продолжительность жизни у древесных // Докл. РАН. – 1996. – Т. 351, № 6. – С. 837–840.
 13. Алтухов Ю.П. Гетерозиготность генома, скорость полового созревания и продолжительность жизни // Докл. РАН. – 1996. – Т. 348, № 6. – С. 842–845.

Представлена О.В. Дубровной
Поступила 2.09.2010

ГЕНЕТИЧНІ ОСОБЛИВОСТІ НЕРІВНОЦІННИХ ЗА СТАБІЛЬНІСТЮ ФОРМУВАННЯ ВРОЖАЮ ШИШОК ДЕРЕВ ЯЛИНИ ЄВРОПЕЙСЬКОЇ

І.І. Коршиков, І.В. Макогон

Донецький ботанічний сад НАН України
Україна, 83059, м. Донецьк, пр. Ілліча, 110
e-mail: donetsk-sad@mail.ru

Досліджено генетичні особливості за 19 аллозимними локусами 54 дерев *Picea abies* (L.) Karst. в інтродукційному насадженні Донбасу, що розрізнялися за періодичністю “плодоношення” упродовж 10-річних спостережень. У виділених п’яти груп дерев, які формували врожай шишок в один, два, три, чотири та п’ять різних років спостережень, встановлено відмінності в генетичній мінливості. Для дерев із високою репродуктивною здатністю властивий близький до середнього по насадженню рівень гетерозиготності, а найменший – для дерев із зниженою репродукцією.

Ключові слова: *Picea abies* (L.) Karst., насадження, репродуктивні потенції, аллозімна мінливість.

GENETIC PECULIARITIES OF TREES NORWAY SPRUCE NOT EQUIVALENT BY STABILITY OF YIELD OF CONES FORMATION

I.I. Korshikov, I.V. Makogon

Donetsk Botanical Garden, the National Academy of Sciences of Ukraine
Ukraine, 83059, Donetsk, av. Illich, 110
e-mail: donetsk-sad@mail.ru

Genetic peculiarities on nineteen allozyme loci of fifty-four trees *Picea abies* (L.) Karst. which differed in periodicity of “fructification” during ten-year-old supervision in introduction plantation of Donbass have been investigated. In the allocated groups of trees, which formed a yield of cones in one, two, three, four and five different years of supervision, differences in genetic variability were revealed. For trees with high reproductive abilities heterozygosity level was close to an average on plantation, while the least – for trees with the lowered reproduction.

Key words: *Picea abies* (L.) Karst., plantation, reproductive potentiality, allozyme variability.